

189
Lane Medical Library

ZUR

ENTWICKLUNG DES PIGMENTEPITHEL

DER

RETINA

VON

ALEXANDER LUCKE.

Darpat

St. PETERSBURG.

1891.

ZUR
ENTWICKLUNG DES PIGMENTEPITHEL
DER
RETINA.

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung des Grades

eines

DOCTORS DER MEDICIN

verfasst

und

MIT BEWILLIGUNG EINER HOCHVERORDNETEN MEDICINISCHEN FACULTÄT

der Kaiserlichen Universität zu Dorpat

zur öffentlichen Vertheidigung bestimmt

von

Alexander Ucke.

Ordentliche Opponenten:

Docent Dr. L. Kessler. — Professor Dr. D. Barfurth. — Professor Dr. R. Thoma.

ST. PETERSBURG.

1891.

Gedruckt mit Genehmigung der medicinischen Facultät.

Referent: Professor Dr. D. Barfurth.

Dorpat, 12. Januar 1891.

№ 12.

Decan: Dragendorff.

MEINEM VATER.

Bei Veröffentlichung meiner Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht allen meinen hochverehrten academischen Lehrern für die mir durch sie zutheil gewordene wissenschaftliche Ausbildung meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Insbesondere gilt der Dank aber Herrn Professor Dr. E. Rosenberg, z. Z. in Utrecht, der durch seine Vorlesungen in mir das Interesse für das Studium der Entwicklungsgeschichte weckte, und unter dessen Leitung ich im vergleichend-anatomischen Institut in Dorpat mich zuerst mit der embryologischen Technik bekannt machte.

Herrn Professor Dr. D. Barfurth, jetzigem Director des eben erwähnten Institutes, auf dessen Rath ich das vorliegende Thema bearbeitete, spreche ich auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank aus für die mir stets in liebenswürdigster Weise erwiesene Unterstützung bei Ausführung der Untersuchungen und Abfassung dieser Schrift.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Einleitung.

Während meiner Studienzeit war mir bei Durchmusterung einer Serie von Schnitten durch den Kopf eines Schafembryo ein Präparat aufgefallen, das mir sehr eigenthümliche Verhältnisse darzubieten schien.

Es war die secundäre Augenblase in einer Ebene getroffen, die durch die Axe des Augenblasenstiels und den Meridian der hier bereits geschlossenen Augenblasenspalte bestimmt werden kann. Während man nun erwarten sollte, dass auf einem solchen Schnitt die Pigmentirung der proximalen oder äussern Lamelle der secundären Augenblase an der Stelle ihres Ueberganges auf den Augenstiel ihre Grenze finden müsste, wies das erwähnte Präparat eine Pigmentirung der dorsalen Wand des noch hohlen Augenblasenstiels auf, die bis etwa 0,15 mm weit von der Augenblase reichte.

Nachdem ich vergebens in den gewöhnlichen Handbüchern der Entwicklungsgeschichte nach Aufklärung dieses merkwürdigen Befundes gesucht, wandte ich mich an Professor Barfurth, in dessen Institut ich bereits arbeitete; derselbe gab mir den Rath, der Frage durch Untersuchung anderer Objecte näher zu treten.

Während ich das Material an Säugethierembryonen, von denen ich selbst keine besass, der Freundlichkeit meines Collegen

und Freundes Dr. V. Schmidt verdanke, der mir das Seinige bereitwilligst zur Verfügung stellte, beschloss ich auch das so leicht zu beschaffende Hühnchen auf diesen Punkt hin zu untersuchen.

Es erschien mir interessant die Frage auch von phylogenetischen Gesichtspunkten näher ins Auge zu fassen, doch konnte ich diesen Wunsch aus äussern Gründen nur in sehr eingeschränktem Maasse erfüllt sehen.

Die Resultate meiner Untersuchungen sind in der vorliegenden Arbeit wiedergegeben.

Im Jahre 1861 trat Köl liker (XVIII, pagg. 284 und 288) in seiner Entwicklungsgeschichte zuerst gegen die Ansicht von Remak auf, dass das äussere Blatt der secundären Augenblase zur Chorioidea werde und zeigte, dass nur das sogenannte Pigmentepithel der Chorioidea von der äussern Lamelle des Augenbechers stamme.

Max Schultze (XXVIII, pag. 236) meint, Köl liker habe es bei seinen Angaben ungewiss gelassen, ob vielleicht noch ein anderer Theil der Retina ausser dem cubischen Pigmentepithel aus der proximalen Lamelle hervorgehe und lieferte den sichern Nachweis, dass die proximale Lamelle der secundären Augenblase das Material nur für den Aufbau der Pigmentschicht der Retina und weiter keines andern Gebildes abgebe.

Seitdem ist diese Thatsache von sämmtlichen Beobachtern für alle Wirbelthiere bestätigt worden. Der Prozess vollzieht sich im Allgemeinen in der Art, dass die Lamelle, die ursprünglich mehrschichtig war, allmählich einschichtig wird und in den meist cubischen Zellen Pigment auftritt.

Beginnen wir, um den Modus der Ablagerung des Pigmentes kennen zu lernen, mit den niedrigsten Wirbelthieren, so finden wir bei W. Müller (XXIV, pag. IX) für Myxine die Angabe, dass hier die proximale Lamelle der secundären Augenblase noch aus unpigmentirten Zellen besteht.

Für Ammocoeetes giebt Langerhans an (XXII, pag. 59): „Die äussere Hülle des Bulbus wird wie beim Neunauge, von einer pigmentirten Membran gebildet, aber dieselbe ist nicht nur dünner, als bei jenem, sondern sie entbehrt stellenweise der

Chromatophoren noch gänzlich. Die in Fig. 5 mit ch bezeichnete Haut entspricht nicht nur der Chorioidea, sondern zugleich dem Retinalpigment.“

Darauf stützt sich wohl auch Wiedersheim (XXX, pag. 416) wenn er sagt: „Die mit dem Retinalpigment ein einheitliches Ganze ausmachende Chorioidea ist sehr dünn und theilweise noch unpigmentirt.“ Wie Wiedersheim die Einheitlichkeit des Retinalpigments mit der Chorioidea aufgefasst sehen will, ist leider nicht näher ausgeführt. Langerhans aber hat diese beiden Gebilde wohl von einander differenziert gefunden, sowohl bei *Petromyzon*, von dem er sagt, pag. 65: „Die Pigmentepithelien zeigen keine Abweichung vom gewöhnlichen Verhalten. Ihre äussere Hälfte ist farblos und enthält den Kern, ihre innere Hälfte entsendet eine Anzahl pigmenthaltiger Ausläufer zwischen die Elemente der Stäbchen- und Zapfenschicht,“ als auch für *Ammocoetes*, pag. 76: „Das Pigmentepithel entbehrt vollständig der Fortsätze.“

Auch Balfour (IV, pag. 444) sagt nur, dass „die beiden Wandungen der Retina den normalen Bau bei den Wirbelthieren zeigen“ obgleich das Pigment in der Chorioidschicht (= Retinalpigment [Kölliker]) noch unvollständig ist.“

Die Larven von *Petromyzon* haben, wenn ich W. Müller (XXIV) recht verstehe, bis zu einer Länge von c. 120 mm ein vollkommen pigmentfreies äusseres Blatt der secundären Augenblase, welches aus cubischen mit deutlichen Kernen versehenen Zellen besteht. Er sagt pag. XXVIII: „Im Bereich der pars retinalis iridis beginnt gegen Ende des Larvenlebens eine Verklebung der beiden Lamellen, welche von einer stetig zunehmenden Pigmentablagerung begleitet wird.“ Nach der Metamorphose findet die Sehzellenbildung statt, und hierzu bemerkt er: „Die Pigmentlamelle folgt der Entwicklung der Sehzellen in der Retina sofort nach der unter Entwicklung pigmentirter, die Vorragungen umscheidender Fortsätze von der innern Fläche ihres wie früher einschichtigen Epithels.“

Für erwachsene Thiere endlich giebt Müller auf pag. XL folgende Beschreibung: „Die Pigmentlamelle der Augenblase besteht bei sämtlichen Thieren aus einer einfachen Schicht polygonaler Zellen, die in ihrem pigmentfreien äussern Theil je einen runden Kern enthielten, während der pigmentführende innere Theil

conische verästelte mit fein gerippter Oberfläche versehene Fortsätze aussandte, welche bei *Petromyzon fluviatilis* in einer Länge bis zu 0,08 mm die vorspringenden Fortsätze der unterliegenden Sehzellen einschaideten.“

Bei Ahlborn (I, pag. 277), der über das Gehirn der *Petromyzonten* arbeitete, finde ich folgende Angabe vom Nervus opticus: „Zahlreiche, dunkle Pigmentzellen umspinnen den Nerven von aussen um so dichter, je mehr er sich dem Auge nähert.“

Scott's Arbeit (XXIX) über *Petromyzon* stand mir leider im Original nicht zur Verfügung und konnte ich dem Jahresbericht von Hofmann und Schwalbe 1888, pag. 562, nur entnehmen, dass das Auge sich wie bei den übrigen Vertebraten bildet.

In Bezug auf die Entwicklung des Ganoiden Auges (*Acipenser ruthenus*) giebt Salensky (XXV, pag. 349) an, dass das innere Blatt der secundären Augenblase in das äussere übergeht, indem die Zellen immer flacher werden und zuletzt als Plattenepithelien das Stratum pigmentosum bilden. Die Fig. 141, auf welche der Verfasser dabei verweist, zeigt allerdings noch keine Plattenepithelien, und wir können an ihr selbst constatiren, dass das Pigment zuerst an der Innenfläche¹⁾ der Zellen auftritt. In den übrigen Figg. finden wir allerdings Plattenepithel, was nicht in Einklang zu bringen ist mit der Dogiel'schen Arbeit (VIII), die die Retina des erwachsenen Sterlet behandelt und in der Fig. 1 unter 1 cubisches Epithel aufweist, dessen Zellleiber nicht pigmentirt sind, während dasselbe pigmentirte Ausläufer zwischen die Stäbchen und Zapfen entsendet.

Für Hecht und *Blennius viviparus* bestätigt Kupffer (XXI, pag. 641), dass aus dem äussern Blatt der secundären Augenblase nur die Pigmentschicht der Retina wird, und zwar tritt das Pigment zuerst an der Innenfläche der Zellen hervor.

Selachier (*Myliobatis aquila*) und Telostier (*Chrysophrys aurata* und *Thynnus vulgaris*) haben nach Berger (V, pag. 134) meist ein mit körnigem Pigment erfülltes Platten-, seltener cubisches Epithel als Pigmentlamelle.“

¹⁾ Im Folgenden werde ich in Bezug auf das Pigmentepithel die mesotermale Seite der Zellen als die äussere, die zur primären Augenblasenhöhle gehende als innere Fläche bezeichnen.

C. K. Hoffmann (XVI) ist auf diese Verhältnisse bei Knochenfischen etwas näher eingegangen und sagt pag. 48: „Die erste Veränderung, welche an den Augenblasen auftritt, ist die Bildung des Retinalpigmentes. Um die sehr grossen Zellen der proximalen Augenblasenwand, die wie schon erwähnt, nur eine einzige Schicht bilden, setzt sich ein feiner Niederschlag äusserst kleiner schwarzer Pigmentkörnchen ab, welche die erste Anlage der Pigmentschicht der Retina bilden (vergl. Taf. VI Fig. 9). Diese Pigmentkörnchen treten zuletzt an der Stelle auf, wo die Wände der secundären Augenblasen in die Stiele übergehen. In den Stielen selbst ist dann noch keine Differenzirung zu sehen, kaum aber ist die Pigmentlagerung etwas deutlicher geworden, so fängt in einem sehr kleinen Bezirk der Zellen, welche die Wände der Augenblasenstiele zusammensetzen, die Fibrillenbildung an und diese Fibrillenbildung lässt sich von dem Ursprunge der Augenblasenstiele aus dem Zwischenhirn bis in die distale Augenblasenwand in durchaus gleichförmigem Grade verfolgen.“

Schenk (XXVII) bildet in seiner Fig. 5 den Durchschnitt eines Forellenembryo ab, bei dem das Pigment nur an den äussern Theilen der Zellen des Epithels vorhanden ist, erwähnt diesen Umstandes jedoch im Text nicht.

Ueber das Pigmentepithel der Amphibien fand ich Angaben bei C. K. Hoffmann in Bronn's Classen und Ordnungen der Amphibien (XIV); da heisst es pag. 293: „Die Pigmentzellen sind nicht, wie man früher allgemein annahm, Plattenepithelien, sondern deutliche Cylinderzellen. An jeder dieser Zellen kann man zwei deutliche und scharf von einander abgesetzte Partien unterscheiden: eine obere der Fläche der Chorioidea zugekehrte, farblose aus fein granulirtem Protoplasma bestehende und ungefähr den dritten Theil der Zelle einnehmende, und eine untere pigmentirte. Im ungefärbten Theil der Zelle liegt der grosse, runde scharf conturirte Kern, der stets nur ein einziges glänzendes Kernkörperchen einschliesst.“

Babuchin's Arbeit (III) konnte ich mir leider nicht verschaffen. Ich würde bedauern, wenn mir dadurch vielleicht werthvolle Angaben entgangen sind.

Goette (XI) erwähnt des Auftretens von Pigment im Pigmentepithel nicht.

Ueber das vielleicht noch in vielfacher Hinsicht Aufklärung versprechende Auge von Proteus fand ich zwei Angaben.

Die eine von Desfosses (VII, pag. 1730), wo Verfasser eine besonders starke Pigmentirung des an den Augenblasenstiel angrenzenden Theils der Pigmentlamelle erwähnt, und die andere von Hess (XII, pag. 15), welcher das Pigment-epithel „allenthalben einschichtig“ fand: „nur an der Eintrittsstelle des Opticus bilden die Zellen einen unregelmässig den letztern umschliessenden Haufen, der ganz besonders durch seine Pigmentirung auffällt.“

Er sagt dann ferner pag. 18: „Auffallend ist eine oft sehr starke Pigmentanhäufung längs des extrabulbären Theils des Nerven, die von den Pigmentmassen an der Eintrittsstelle ausgehend, sich über 0,8 mm centralwärts verfolgen lässt, die zum grössern Theil an Zellen gebunden ist, zum kleinern Theil in Form von freiem Pigment aufzutreten scheint.“

Zu bemerken ist jedoch, dass das Object von Hess in sofern einen besondern Befund darbot, als das eine Auge sehr pigmentreich, das andere aber ganz unpigmentirt war, wesshalb Verfasser sich auch zu dem Ausspruch veranlasst fühlte, dass „im Ganzen die Pigmentirung eine sehr wechselnde“ wäre.

Bei Reptilien fällt nach Hoffmann (XV, pag. 2008) das Auftreten von Pigment in der proximalen Lamelle und die Faserbildung im Augenblasenstiel zusammen.

Für das Hühnchen geben Balfour und Foster (X, pag. 104) die 80. Brütstunde als den Termin an, von welchem die Pigmentbildung datirt.

Detaillirter beschreibt Kessler (XVII, pag. 109) den Process des Auftretens von Pigment beim Hühnchen und zwar geschieht dies zuerst in den äussern Theilen der Zellen des äussern Blattes der secundären Augenblase, und schreitet die Pigmentirung dann um den Kern herum nach innen weiter, was auch Kolliker in der zweiten Auflage seiner Entwicklungsgeschichte (XIX, pag. 680) bestätigt.

Gleichzeitig constatirt Kessler für die Säugethiere (Maus und Schaf) die umgekehrte Richtung desselben Vorganges, Kolliker dasselbe für's Kaninchen (l. c., pag. 679). Die Versuchsthiere gleichen jedoch in Bezug auf den Termin von einander ab, indem

bei Maus und Schaf die Pigmentbildung vor die Abschnürung der Linse fällt, beim Kaninchen nach derselben. Zuerst soll das Pigment in den hintern Abschnitten der Augenblase auftreten und dann nach vorne weiter schreiten, was auch mit Würzburg's Angaben (XXXI) im Einklang zu stehen scheint.¹⁾

Für Kaninchen und Rind bestätigt Falchi (IX) die Angaben, dass das Pigment zuerst an der Innenfläche auftritt.

Loewe (XXIII, pag. 602) findet das Tapetum als „eine einzellige Lage kleiner kernhaltiger, noch un pigmentirter Würfepithelien, von denen Zelle dicht bei Zelle und nur durch eine schmale Kittleiste getrennt liegt,“ bei einem Kaninchen von 4—5 mm Länge; bei einem solchen von 2 cm Länge fand er „das Tapetum an der Irisfalte am höchsten, an der Papilla nervi optici am niedrigsten. Es besteht im ganzen Netzhautumfange aus einer einfachen Schicht kernhaltiger Zellen, deren Protoplasma von Pigmentkörnchen durchsetzt ist, welche namentlich stark an dem gegen die primitive Augenblasenhöhle hingewendeten Ende der Zellen angehäuft sind. Auch in den Kittleisten zwischen den Tapetumzellen finden sich reichliche Mengen von Pigment. Letzteres hat nicht die Stäbchenform, welches es im erwachsenen Auge besitzt, sondern besteht aus runden, nur einen Bruchtheil eines μ messenden Körnchen. Stellt man auf die einzelnen Körnchen genau ein, so erscheinen sie in der Mitte hell, am Rande dunkel. schraubt man etwas höher, so taucht in Mitten des hellen Centrum ein dunkles Pünktchen auf.“

In Bezug auf den Menschen giebt Köl liker (XVIII, pag. 289, XIX, pag. 674, XX, pag. 295) einen etwas abweichenden Modus der Pigmentbildung an; statt dass, wie man erwarten sollte, die Pigmentbildung in derselben Richtung fortschreitet, wie bei den übrigen Säugethieren, geht sie gerade in der entgegengesetzten Richtung vor sich: zuerst tritt Pigment in den vordersten Theilen der secundären Augenblase auf und schreitet dann erst nach hinten weiter fort.

¹⁾ Ich glaube zu dieser Annahme berechtigt zu sein nach Einsicht in das mir allein zur Verfügung stehende Referat aus den Jahresberichten von Hofmann und Schwalbe, Bd. V, 1878, pag. 409, wo eine Abhandlung gleiches Titels mit der Dissertation Würzburg's, erschienen im Archiv für Ohren- und Augenheilkunde, Bd. V, Abth. 2, pag. 251—279, besprochen ist.

Zum Schluss muss ich noch der Arbeit von Bergmeister (VI) Erwähnung thun. Er bildet in seinen Figg. eine Fortsetzung des Pigmentepithels auf den Augenblasenstiel — man kann hier schon sagen Opticus — ab, doch hört die Pigmentirung am Opticus auf. Aus Gründen, auf die ich später eingehen werde, scheint mir dieser Befund hoch interessant; dass aber die Pigmentirung nach Bergmeister am Opticus aufhört, was mit den übrigen Angaben der Litteratur im Einklang steht, möchte ich hier ausdrücklich hervorheben.

Fasse ich die Angaben, die in der erwähnten Litteratur vorliegen, zusammen, so ergeben sich daraus, wie mir scheint, vier Gesichtspunkte, von denen aus die Pigmentbildung im äussern Blatt der secundären Augenblase betrachtet werden kann:

1) fragt es sich: Kommt bei allen Wirbelthieren Pigment im äussern Blatt der secundären Augenblase vor?

Auf diese Frage müssen wir unbedingt die Antwort geben, dass es kein Wirbelthier giebt, welches vollkommen dieses Pigmentes entbehrt. Eine Einschränkung erfährt unser Satz nur insofern, als die niedrigsten Wirbelthiere, *Myxine* und *Ammocoetes*, bis zu einem gewissen Stadium eine pigmentfreie äussere Lamelle besitzen. Dies können wir jedoch auch in der Ontogenie eines jeden Wirbelthiers in bestimmten Stadien constatiren und dieser Umstand führt uns gleich zur zweiten Frage:

2) Wann bildet sich das Pigment?

In Bezug auf die Zeit des Auftretens von Pigment findet man keine Uebereinstimmung zwischen den verschiedenen Wirbelthierclassen. Während bei *Petromyzon* die Pigmentbildung erst gegen Ende des Larvenlebens, wenn der Nervus opticus schon ein faserig geworden ist (W. Müller), beginnt, fällt dieselbe bei Knochenfischen und Reptilien (C. K. Hoffmann) fast vollständig mit dem ersten Auftreten von Fasern im Nervus opticus zusammen.

Beim Hühnchen ist es die Zeit bald nach der Abschnürung der Linse, bei Säugethieren bald vor, bald nach derselben.

Legen wir uns

3) die Frage vor, an welcher Stelle das Pigment zuerst abgelagert wird, so müssen wir hier wieder einen Unterschied

machen in Bezug auf die ganze Augenblase und in Bezug auf die Pigmentepithelzelle.

Was die erstere betrifft, so schreitet der Prozess bei Petromyzon, bei Knochenfischen und beim Menschen von vorn nach hinten fort, bei den übrigen Säugethieren von hinten nach vorn.¹⁾

Für Amphibien und Vögel habe ich keine Angaben gefunden.

Die Localisation des Pigments in Bezug auf die Zelle stellt die Vögel allen übrigen Wirbelthieren gegenüber, denn bei diesen tritt das Pigment an der Innenfläche, bei den Vögeln allein an der Aussenfläche zuerst auf. Jedoch muss ich hier auf eine Zeichnung von Schenk aufmerksam machen (XXVII, Fig. 5) die einen Durchschnitt durch einen Forellenembryo darstellt. Bei demselben ist die Pigmentirung nur an der Aussenfläche ausgebildet; dieses Umstandes wird im Text nicht Erwähnung gethan.

Ein besonderes Interesse gewinnt jedoch für mich 4) die Frage, wie weit bei den verschiedenen Wirbelthierklassen das Pigment sich ausdehnt? Hierüber lauten in Bezug auf Myxine und Ammocetes die Angaben übereinstimmend, dass bei diesen die Pigmentirung eine unvollständige ist. In wie fern sie jedoch unvollständig ist, wird von den Autoren nicht angegeben. Bei sämtlichen übrigen Vertebraten²⁾ scheint eine Pigmentirung von den vordersten Theilen des Irisantheils der secundären Augenblase bis zum Augenblasenstiel Platz zu greifen, während sie aber vorne von dem äussern Blatt auf das innere weiter schreitet, „begrenzt“ sie sich am Augenblasenstiel, wie Kölliker direct sagt (XIX, pag. 687).

Schenk bemerkt über diesen Punkt in seiner vergleichenden

¹⁾ Aus den Litteraturangaben könnte man schliessen, dass der Mensch die einzige Ausnahme unter den Säugethieren bildet; ich konnte jedoch an zwei Katzenembryonen von 36,0 und 38,0 mm Länge, bei denen die Cornea schon ausgebildet und die Lider angelegt waren, constatiren, dass Pigment nur in den vordersten Theilen der secundären Augenblase etwa bis zum Aequator vorhanden war, während die hintern Partien des Pigmentes ganz entbehrten. Hier schreitet der Prozess der Pigmentirung also wohl in derselben Weise fort, wie beim Menschen.

²⁾ Amphioxus kommt hier natürlich überall gar nicht in Betracht, weil er keine eigentlichen Augen, sondern nur Pigmentflecke hat.

Embryologie der Wirbelthiere (XXVI, pag. 42): „Die äussere Schicht der secundären Augenblase ist im Bereich des Opticus in der Regel nicht zu Pigment umgewandelt.“ Ich muss gestehen, dass mir dieser Satz nicht ganz verständlich ist. Die Augenblase hört natürlich am Opticus auf. Die „Augenblase im Bereich des Opticus“ kann also nur der Rand der Augenblase sein, der den Opticus umfasst, und dieser verhält sich nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren in Bezug auf die Pigmentirung nicht anders, wie die Augenblase überhaupt.

Auf dem Augenblasenstiel ist Pigment, welches unzweifelhaft der Pigmentlamelle angehört, bisher nur von Hess bei *Proteus* gefunden worden; dass dies auch bei andern Wirbelthieren vorkommt, sollen die nachfolgenden Untersuchungen darthun.

Untersuchungsmethode.

Bei der Fixirung der Objecte war ich darauf bedacht, dieselben möglichst lebensfrisch in die Fixirungsflüssigkeiten, meist Chromsäure, Picrinschwefelsäure, seltener auch Chromosmiumessigsäure und Picrinsäure in gesättigter wässriger Lösung, zu bringen. Nach Härtung in Alcohol wurde ein Theil in alcoholischem Boraxcarmin und Haematoxylin nach Kleinenberg oder Delafield in toto gefärbt, ein anderer Theil wurde zuerst mikrotomirt und auf dem Objectträger gefärbt. Zur Einbettung der Objecte dienten Celloidin und Paraffin. Beim Zerlegen in Schnittserien befreissigte ich mich keine Schnittrichtung zu treffen, die je nach der Grösse der Objecte bald Querschnitten, bald Frontalschnitten entsprach, oder auch zwischen diesen beiden Schnittrichtungen die Mitte hielt. Dass diese Schnittrichtungen die günstigsten waren, wird sich aus den Untersuchungen ergeben.

Die Figuren der lithographischen Tafeln sind vermittels eines Abbe'schen Zeichenapparates gezeichnet worden.

Eigene Untersuchungen.

Von Cyclostomen untersuchte ich zwei Exemplare von *Petromyzon Planeri*; das eine besass eine Länge von 7 cm, das andere hatte ungefähr die doppelte Länge. Es waren beides also noch nicht ausgewachsene Thiere. Sie gaben mir die Möglichkeit die Angaben der Litteratur richtig aufzufassen.

Ich fand das Pigmentepithel deutlich von dem umgebenden Gewebe differenzirt. Das „theilweise“ Pigmentirtsein der Chorioidea und der Pigmentlamelle muss ich nach meinen Präparaten so verstehen, dass die dorsale und ebenso die orale und caudale Fläche der secundären Augenblase pigmentirt erscheint, dagegen die ventrale pigmentfrei; dies stimmt auch mit den Abbildungen W. Müller's in Bezug auf die Chorioidea überein, das Pigmentepithel ist aber bei ihm überall pigmentfrei und nur bei ausgewachsenen Thieren bildet er pigmentirte Fortsätze zwischen den Stäbchen und Zapfen ab. In meinen Präparaten sind die Zelleiiber pigmentirt und zwar reicht das Pigment an der dorsalen Fläche vorn von dem Uebergange der äussern Lamelle in die innere, wo die Zellen ungefähr cubisch waren, bis hinten zum Eintritt des Nervus opticus, wo sie cylindrisch werden und wo die Pigmentirung scharf geschnitten aufhört.

Beim Objecte von 7 cm Länge fand ich an der ventralen Fläche gar kein Pigment, und die Zellen waren etwas flach,, höchstens cubisch, so dass die Höhe einer solchen unpigmentirten Zelle der ventralen Fläche am Opticus etwa $\frac{1}{3}$ der Höhe der pigmentirten Zelle der dorsalen Fläche am Opticus entsprach.

Beim zweiten Exemplar fand ich dieselben Verhältnisse, wie die eben beschriebenen, wieder, doch war hier auch Pigment am Iristheil der ventralen Fläche vorhanden; die übrige ventrale Fläche war unpigmentirt. Zu erwähnen ist noch, dass die Augenspalte in beiden Präparaten bereits geschlossen war.

Von Fischen fehlten mir leider die betreffenden Stadien.

Zwei Objecte von *Rana fusca*, bei denen die Linse eben erst abgeschnürt war, zeigten ein recht flaches Epithel der äussern Lamelle, welches jedoch dichtes, schwarzes Pigment vorzugsweise an der Innenfläche aufweist.

Bei einem Triton von 25 mm Länge hatte das Auge seine

volle Ausbildung schon erreicht und war hier das Pigmentepithel von der Chorioidea schon dadurch deutlich zu unterscheiden, dass es einen gelblichen Farbenton hatte, während das Chorioidealpigment dunkelschwarz erschien. Die Zelleiber, sowie die Fortsätze zwischen den Stäbchen und Zapfen waren im ganzen Umfange des Bulbus pigmentirt.

Von Reptilien stand mir nur ein Stadium von *Anguis fragilis* zu Gebote. Ich fand bei demselben die Linse eben erst abgeschnürt, aber von Pigment noch nichts.

Ein Object von *Vipera berus*, dessen Länge ich nicht bestimmen konnte, weil das Schwanzende sehr stark aufgerollt war, bot folgende Verhältnisse: die Linse solide, die erste Faserbildung an der ventralen Seite des Augenblasenstiels deutlich. Das Pigmentepithel, spärlich pigmentirt, bestand aus Zellen, deren Höhe nur um ein Geringes den Durchmesser des grossen runden Kerns übertraf und die Pigmentkörnchen waren sowohl an der Innens- als Aussenfläche der Zellen abgelagert. Die relativ intensivste Pigmentirung entsprach der dorsalen Fläche der Augenblase.

Aus der Classe der Vögel untersuchte ich das Hühnchen. Ich kann die Angabe von Foster und Balfour nur unbedingt bestätigen, dass die erste Pigmentbildung nicht vor die 80. Brütstunde fällt. Dieselbe beginnt stets im äussern Theil der Zelle (Kessler) und bleibt lange Zeit auf diesen beschränkt.

In Bezug auf die Ausbreitung über die Augenblase fand ich aber bei einem 86 Stunden alten Hühnerembryo die Pigmentirung vorzugsweise auf der dorsalen Fläche, nach vorne etwas über den Aequator reichend, nach hinten eine Strecke weit vom Augenblasenstiel aufhörend.¹⁾

Die ventrale Seite der Augenblase weist eine weit geringere Pigmentirung auf.

Ein 89 Stunden altes Hühnchen zeigte bereits die Pigmentirung vorne bis zum Uebergange in die innere Lamelle, hinten

¹⁾ Ich muss mich hier auf eine Schätzung der Entfernung beschränken, weil eine genaue Messung mit dem Mikrometer nicht wohl möglich ist. Da nämlich bei schwacher Vergrösserung die Grenze der Pigmentirung nicht genau bestimmt werden kann, bei stärkerer Vergrösserung aber zur Messung mit dem Ocularmikrometer mehrfache Verschiebungen nöthig sind, würde die Genauigkeit der Messung illusorisch werden.

reichte sie noch nicht an den Augenblasenstiel heran; an der ventralen Seite war die Pigmentirung noch wenig intensiv und die an die Augenblasenspalte angrenzenden Zellen waren pigmentfrei.

Auch in der 96. Stunde erreichte das Pigment den Augenblasenstiel noch nicht; dies war erst in der 103. Stunde der Fall, wobei zugleich auch eine Faserbildung an der ventralen Seite des Augenblasenstiels zu constatiren war. Dasselbe fand ich bis zur 119. Stunde.¹⁾

Beim Studium einer Schnittserie vom Hühnchen der 134. Stunde machte ich eine für mich sehr wichtige Beobachtung, die mit dem eingangs von mir erwähnten Befund an *Ovis aries* vollständig übereinstimmte. Das Object war in Picrinschwefelsäure fixirt und mit Haematoxylin nach Kleinenberg im Schnitt gefärbt. Eingebettet war der Embryo in Celloidin, und die Schnittdicke betrug ungefähr 15 μ . Die Schnittrichtung in Bezug auf den Embryo entsprach ungefähr einem Querschnitt durch den Kopf, während die Augenblase ungefähr parallel einer Ebene getroffen war, die durch die Axe des Augenblasenstiels und die Augenblasenspalte geht und senkrecht zur Aequatorialebene steht. Der Kürze halber möchte ich in der Folge diese Ebene als die Nullmeridianebene bezeichnen.

In dem Schnitt, der nahezu genau in diese Ebene gefallen war, trat der Augenblasenstiel unter einem nach der dorsalen Seite offenen spitzen Winkel an die Augenblase heran. Das Pigmentepithel, aus cubischen stark pigmentirten Zellen bestehend, erstreckte sich continuirlich von der Augenblase diesen spitzen Winkel entlang bis auf den Augenblasenstiel, und während die Epithellage beinahe bis ans Gehirn zu verfolgen war, reichte die Pigmentirung etwa 0,07 mm weit auf den Stiel. Letzterer bestand zu einem grossen Theil bereits aus Fasern.

Auf den angrenzenden Schnitten reichte die Pigmentirung weniger weit und nahm nach beiden Seiten hin gradatim ab. Auf der ventralen Seite hörte das Pigment am Augenblasenstiele scharf geschnitten auf.

¹⁾ Die Zahlenangaben in Stunden beziehen sich natürlich nur auf die mir vorliegenden Präparate und beanspruchen keineswegs absolut zutreffende Grenzwerte für den Fortgang des Processes zu sein, da die Intensität der Pigmentirung stets gewissen Schwankungen unterworfen ist.

Die späteren Stadien zeigten sämmtlich eine scharfe Grenze des Pigments am Opticus.

Von Säugethieren standen mir Schafembryonen zur Verfügung und konnte ich an einem solchen von 10,0 mm Länge Pigment an der innern Fläche der Zelle constatiren; doch begann die Pigmentirung nicht etwa hart an dem Uebergange in den Augenblasenstiel, sondern in einiger Entfernung von demselben und erstreckte sich nach vorn bis zur Umschlagsstelle in's innere Blatt, welches hier noch vollkommen pigmentfrei war. Bei einem Embryo von 11,0 mm Länge fand ich die stärkste Pigmentirung etwa in der Gegend des Aequators, während sie zum spätern Iris-theil und zum Augenblasenstiel hin an Intensität bedeutend einbüsste.

Das nächstfolgende Stadium hatte eine Länge von 11,5 mm, war in Chromsäure fixirt und in Haematoxylin gefärbt. Es war eine Serie von Querschnitten durch den Kopf von 15 μ Dicke angelegt; das Auge war aber, wie die Durchmusterung der Serie ergibt, parallel einer Ebene getroffen, die in der Axe des Augenblasenstiels liegt, aber gerade senkrecht zur Nullmeridianebene.

In Fig. I ist bei Lupenvergrößerung ein Schnitt abgebildet, in welchem wir bei Zh das Zwischenhirn finden, bei IV V den IV Ventrikel. Am linken Auge sehen wir die Linse noch hohl, doch beginnt die proximale Wand zu Fasern auszuwachsen. Die Pigmentlamelle umgibt halbmondförmig die innere Lamelle und ist überall ein gleich regelmässiges, cubisches, pigmentirtes Epithel, wovon man sich bei stärkerer Vergrößerung überzeugen kann.

Das rechte Auge weist an der dem Zwischenhirn zunächst gelegenen Stelle einen zapfenartigen Vorsprung beider Lamellen der secundären Augenblase auf, dem ein gleiches Gebilde vom Zwischenhirn entgegenkommt: es ist der nur theilweise getroffene Augenblasenstiel, den wir ebenso am linken Auge der Fig. II wahrnehmen; beim rechten Auge der Fig. II aber ist er in seiner ganzen Länge getroffen. Hier sehen wir nun die Pigmentlamelle continuirlich von der Augenblase auf den Stiel umbiegen und eine Strecke weit verlaufen, um sich dann an der dorsalen Fläche zu vereinigen und den scheinbar soliden Stiel im weitem Verlauf zu decken. Zwischen diesen beiden seitlich verlaufenden Lamellen und einem Zapfen, der vom innern Blatt der secundären Augenblase in den Stiel hineinragt, findet man eine Spalte, die mit der

primitiven Augenblasenhöhle in Communication steht und die Höhle des Augenblasenstiels darstellt.

Bei stärkerer Vergrößerung gewahrt man, dass die Pigmentierung bis zu dem Punkt P reicht, wo die beiden seitlichen Lamellen des Stiels in die dorsale übergehen (0,1 mm).

Auf dem vorhergehenden Schnitt (Fig. I) sehen wir in dem erst erwähnten Zapfen die dorsale Wand, die auch Pigment aufweist; ebenso sind die seitlichen Partien pigmentirt.

Das Object des nächstfolgenden Stadiums war das von mir mehrfach erwähnte, welches den Anlass zur Entstehung dieser Arbeit gegeben hatte, und hier speciell beschrieben werden soll. Die Länge des Embryo war auf dem mikroskopischen Präparat nicht angegeben, es liess sich jedoch durch Vergleich mit andern Objecten feststellen, dass die Länge etwa 15 mm betragen haben musste; die Linse wies nicht nur keine Höhle mehr auf, sondern die Faserbildung war schon weit fortgeschritten und die Kernzone schön ausgeprägt. Der Embryo war in Picrinschwefelsäure fixirt mit Haematoxylin gefärbt; die Schnittrichtung war frontal.

Der instructivste Schnitt ist in der Fig. III abgebildet; wir finden bei Zh — das Zwischenhirn, bei Rm — das Rückenmark.

Das rechte Auge, in Fig. IV bei stärkerer Vergrößerung dargestellt, steht durch den Augenblasenstiel, der hier fast genau in seiner Axe getroffen ist, mit dem Zwischenhirn in Verbindung; an der ventralen Fläche des Augenblasenstiels finden wir das Centralgefäss, die Augenblasenspalte geschlossen; die Schnittrichtung hat hier fast genau den Augapfel in der Nullmeridianebene getroffen, also senkrecht zu der Richtung des unmittelbar vorher beschriebenen Objectes.

Die aus cubischen Epithelzellen bestehende äussere Lamelle der secundären Augenblase weist eine starke Pigmentierung auf. Während diese aber auf der ventralen Seite nur bis zum Augenblasenstiel geht (hier ist auch der Zusammenhang mit dem Augenblasenstiel scheinbar ganz aufgehoben, was daher kommt, dass der Schnitt in die Nullmeridianebene gefallen ist und folglich in die Rinne des Augenblasenstiels), sehen wir Epithel wie Pigment in gleich bleibender Schicht auf die dorsale Seite des Augenblasenstiels übergreifen.

Die das Detail genauer darstellende Fig. V ist von demselben

Object bei einer etwa 230-fachen Vergrößerung gezeichnet. Es ist dies das linke Auge, welches einige Schnitte weiter naturgemäss nicht genau in der Nullmeridianebene getroffen sein konnte, sondern unter einem sehr spitzen Winkel zu dieser. Deshalb findet sich der Augenblasenstiel stumpf abgeknitten, wir sehen aber an der ventralen Seite noch das Gefäss verlaufen und in die Augenblase eintreten. Auch scheint ein kleines Stück des Augenblasenstiels an die ventrale Bulbusfläche sich anzuschliessen; es gehört aber dieses Stück mehr der seitlichen, als der ventralen Wandung des Augenblasenstiels an.

Die dorsale Wand der Augenblase bietet uns folgende interessante Einzelheiten: das Pigmentepithel der Augenblase besteht aus einer Schicht cubischer Zellen mit grossem runden Kern; beim Uebergange auf den Stiel der Augenblase sehen wir das Epithel mehrschichtig werden und demgemäss an Höhe zunehmen; das Pigment erfüllt auch diese Zellen reichlich, wenn auch eine Abnahme des Gehaltes gegen das Hirn zu wahrzunehmen ist. Die letzten noch Pigment aufweisenden Zellen, enthalten nur einzelne Körner und sind etwa 0,15 mm vom Bulbus entfernt.

Durch die Zusammenstellung aller die Pigmentirung des Augenblasenstiels aufweisender Schnitte ergibt sich eine Ausbreitung derselben, wie ich sie in der beistehenden Skizze zu veranschaulichen gesucht habe. Wenn man auf die Augenblase mit ihrem Stiel von der dorsalen Seite her sieht, so bildet das Pigment einen stumpf abgerundeten Zapfen, der sich auf den Stiel fortsetzt. In der Fig. A bezeichnet die Linie ab die Grenze des Pigmentes, wie sie von den Autoren allgemein beschrieben wird, während ich das Pigment bis zur Linie a_1b_1 auf dem Augenblasenstiel fand.

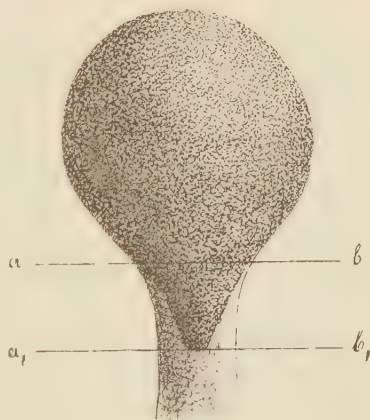


Fig. A.

ab = Grenze der Pigmentirung der Autoren.

a_1b_1 = Grenze der Pigmentirung auf dem Augenblasenstiel nach meinen Befunden.

Ich habe dann auch noch ältere Stadien auf diesen Punkt hin untersucht.

Bei einem 2 cm langen Schafembryo, bei welchem der Opticus schon durchaus fasrig war, konnte ich in Folge mangelhafter Tinction das Epithel nicht auf den Opticus verfolgen, allein das Pigment reichte etwa 0,3 mm auf dem Opticus weiter. Vom Chorioidealpigment war im ganzen Umfange des Bulbus noch nichts zu sehen.

Bei noch ältern Embryonen fand ich das Pigment stets am Opticus aufhören. Das Pigmentepithel zeigt hier eine nach aussen leicht convexe Biegung und ist gleichsam mit dem Opticus in's Innere des Bulbus eingezogen, so dass die dem Opticus zunächst liegende Zelle am weitesten nach innen zu liegt.

Das gleiche Verhalten zeigten ältere Stadien vom Hühnchen.

Besprechung der Ergebnisse.

Wenn, wie Köl liker und Kessler angeben, die Pigmentbildung beim Schaf einfach von hinten nach vorne fortschreitet, so müsste in dem mir vorliegenden Falle das Pigment zuerst auf dem Augenblasenstiel aufgetreten sein und von da aus sich auf die Augenblase ausgebreitet haben, was entschieden sehr sonderbar wäre. Allein, um das anzunehmen, müssten Beobachtungen vorliegen, die das Pigment ganz allein auf dem Stiel der Augenblase nachwiesen, doch fand ich weder in der Litteratur noch unter meinen Objecten ein solches Verhalten.

Wollte man nun ohne weiteres die Richtigkeit der Angaben von Köl liker und Kessler bezweifeln und den umgekehrten Gang der Bildung annehmen, so wäre das ebenfalls ungerechtfertigt. In gewissem Sinne haben diese beiden Autoren Recht: die Pigmentbildung schreitet von hinten nach vorne fort, allein sie beginnt nicht an dem hintersten Punkt, wo im Laufe der ganzen Entwicklung überhaupt Pigment auftritt, sondern, wie aus meiner Reihe von Stadien zu ersehen, zuerst an einem Punkt, der in einiger Entfernung vom Ansatz des Augenstiels gelegen ist und zwar zuerst auf der dorsalen Seite (ovis aries ebenso wie

Hühnchen). Von diesem Punkte oder besser gesagt von einem Bezirk aus, der etwa um den Durchschnittspunkt der Nullmeridianebene mit der Aequatorialebene an der dorsalen Fläche der Augenblase gelegen ist, geht die Pigmentirung zuerst entschieden nach vorne und zugleich nach beiden Seiten zur ventralen Fläche, dann aber etwas später und vielleicht in einem etwas langsamern Tempo nach hinten. Dieser letztere Prozess erreicht nun in den Stadien, die von mir beschrieben und abgebildet sind, seinen Höhepunkt.

In diesem Stadium scheint gerade das Auge von Proteus (Hess) stehen geblieben zu sein und würde uns vielleicht als Erklärung für den Befund bei Vögeln und Säugern einen Atavismus, ein Durchlaufen des phylogenetischen Entwicklungsganges in der Ontogenie, anzunehmen erlauben. Eine gleiche Erscheinung lässt sich in Bezug auf die Chorioidea hier anführen; wir finden das bei Petromyzon und bei Fischen (V, Taf. V, Fig. 19); für Rana kann ich selbst ein Beispiel anführen, wo bei einer Kaulquappe von etwa 2 cm Länge das Auge schon vollkommen entwickelt ist, die Chorioidea aber eine kleine Strecke weit den Nervus opticus bedeckt.

Wir hätten dann ferner zu erklären, wie es kommt, dass dieser Zustand nur ein vorübergehender sein kann, da wir in spätern Stadien stets das Pigment am Opticus scharf aufhören sehen und doch eine Resorption von Pigment nicht sehr wahrscheinlich ist. Allein auch ohne diese letzte Annahme ist ein Entwicklungsmodus denkbar, der durch dies Stadium zum spätern führt. Wenn nämlich der Stiel fasrig wird und die Fasern auch in der Augenblase auftreten, so entwickeln sich die innern Schichten der Retina und nehmen an Ausdehnung zu, mit Ausnahme der an den Opticus angrenzenden Zellen aller Schichten, die scheinbar in Ruhezustand verharren. Zugleich nimmt der Augenstiel, indem er fasrig wird, an Umfang in sehr geringem Grade zu, so dass wir hier um ihn herum eine Zone haben, deren Wachsthum im Verhältniss zur übrigen Retina zurückbleibt. Dadurch entsteht eine Art Contractur an dieser Stelle: ein Theil der pigmentirten Lamelle des Stiels wird in den Bulbus gezogen und noch zum Retinalpigment aufgebraucht. Ein Theil mag aber auch in den spätern Chorioidealantheil des Opticus fallen und mit der

Gefässhaut so verschmelzen, dass er später nicht mehr unterschieden werden kann.

Aber noch zu der weitem Frage werde ich durch meine Untersuchungen gedrängt, ob mein Befund nicht einen Schlüssel zur Erklärung der Pigmentbildung im Retinalepithel überhaupt liefern könnte.

Arnold (II) stellte die Theorie auf, dass die Pigmentbildung mit einer Atrophie des Gewebes in Zusammenhang zu bringen wäre, um sie jedoch sofort wieder zu verwerfen, weil die stärkste Pigmentirung nicht der grössten Atrophie entspräche. Beinahe würde ich mich versucht fühlen, diese Theorie wieder aufzunehmen auf Grund des Befundes wie ihn in Fig. V der Augenstiel bietet. Während auf der Augenblase das Pigmentepithel einschichtig und die Pigmentirung eine sehr dichte ist, finden wir beim Uebergange auf den Stiel das Stratum mehrschichtig werden und zugleich die Pigmentirung an Intensität abnehmen. Dies könnte man so auslegen, dass in den vordern Partien die Atrophie die grösste Ausdehnung gewonnen hat und daher die Pigmentirung am stärksten ist, während da, wo das Epithel mehrschichtig ist, die Atrophie und folglich auch die Pigmentirung gering ist. Dort können wir die einzelnen Körner kaum sondern, hier sind sie beinahe zu zählen.

Allein wenn wir den Befund am übrigen Auge und in den verschiedenen Stadien berücksichtigen, finden wir zwischen Atrophie und Pigmentirung keine Uebereinstimmung. Ausserdem müssen wir a priori hier ein Wachsthum der Lamelle erwarten, und Wachsthum lässt sich mit Atrophie schwer vereinigt denken. Falchī (IX, pag. 79) hat aber im Pigmentepithel auch Karyokinese nachgewiesen, was ich auf Grund des erwähnten Präparates von *Vipera berus* bestätigen kann. So erweist sich diese Theorie als unhaltbar.

Eine andere Möglichkeit wäre die Pigmentbildung mit der Belichtung in Zusammenhang zu bringen und dafür liefert uns der Befund bei *Ammocoetes* eine gute Stütze. Stellen wir uns die Thiere im Wasser auf den Bauch schwimmend vor, so wird es die dorsale Seite sein, die vorzugsweise dem Licht ausgesetzt ist und diese ist es auch, die wir stark pigmentirt finden, während die ventrale lange Zeit des Pigments entbehrt. Vererbt tritt dieser Zustand dann bei sämtlichen Wirbelthieren zeitweise

auf, indem die dorsale Seite stets stärker und zuerst pigmentirt erscheint. Aber schon bei den Fischen ergreift der Prozess den ganzen Bulbus, weil offenbar bald das Licht auch durch die brechenden Medien in's Auge gelangt, zum Theil vielleicht auch im Wasser reflectirt die ventrale Seite belichtet. Nach dieser Theorie wäre in meinem Befund eine Reminiscenz an den Höhepunkt der Pigmentirung zu sehen.

Nach diesen Erörterungen scheint mir folgende Erklärung die meiste Beréchtigung zu haben:

Die von mir gefundene Ausbreitung des Pigmentepithels auf den Augenstiel ist eine ontogenetische Reminiscenz an die ursprüngliche stärkere Pigmentirung des Sehorgans bei niedern Wirbelthieren.

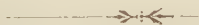
E r g e b n i s s e.

1. Bei *Ammocoetes* sind Chorioidea und Pigmentepithel an der dorsalen, caudalen und oralen Fläche des Augapfels stark pigmentirt, an der ventralen mit Ausnahme des Iristheils unpigmentirt. Dieses Stadium findet man in der ontogenetischen Entwicklung sämtlicher Wirbelthiere in Bezug auf das Retinalpigment wieder.

2. Beim Hühnchen und Schaf beginnt die Pigmentirung an der dorsalen Fläche in der Gegend des Aequators und schreitet nach allen Seiten fort.

3. Nach hinten greift das Pigment eine Strecke weit auf den Augenblasenstiel über, verschwindet aber bei der weiteren Entwicklung wieder.

4. Bei der Katze tritt die Pigmentirung sehr spät nur in den vordern Theilen des Auges auf und schreitet nach hinten fort. Derselbe Modus gilt für den Menschen (Köl liker).



Litteraturverzeichniss.

- I. Ahlhorn, Fr. Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXXIX, 1883.
- II. Arnold, Julius. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Heidelberg, 1874.
- III. Babuchin. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Würzburger naturwissenschaftliche Zeitschrift, Bd. IV, 1863.
- IV. Balfour, Fr. M. Handbuch der vergleichenden Embryologie, Uebersetzt von Vetter. Jena, 1881. Bd. II.
- V. Berger, E. Beiträge zur Anatomie des Sehorgans der Fische. Morphol. Jahrbuch, Bd. VIII, 1883.
- VI. Bergmeister. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierauges. Mittheilungen aus d. embryol. Inst. d. K. K. Univ. Wien. von Schenk. 1877. VI.
- VII. Desfosses. De l'oeil du Protée. Comptes rendus, T. 94, № 26, pag. 1729—1731.
- VIII. Dogiel. Der Bau der Retina bei den Ganoiden. Arbeiten der Naturforscher-Gesellschaft an der Kais. Univ. Kasan. Bd. XI. Abth. 6, 1883. Kasan.
- Догель. Строение ретины у ганойдъ. Труды общ. естествоисп. при Имп. казанск. унив. Т. XI, вып. 6, 1883 г. Казань.
- IX. Falchi, Fr. Ueber die Histogenese der Retina und des Nervus opticus. Arch. f. Ophth., Bd. 34, Abth. II, 1888.
- X. Foster u. Balfour. Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere, deutsch von Kleinenberg. Leipzig, 1876.
- XI. Goette, Al. Die Entwicklungsgeschichte der Unke als Grundlage einer Morphologie der Wirbelthiere. Leipzig, 1875.
- XII. Hess, C. Beschreibung des Auges von Talpa europaea und Proteus anguineus. Graefe's Arch., Bd. XXXV, Abth. I, 1889.
- XIII. Hoffmann, C. K. Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morphol. Jahrbuch, 11. Bd., 1886.
- XIV. Hoffmann, C. K. Bronn's Classen und Ordnungen der Amphibien. Leipzig und Heidelberg, 1873—1878, pag. 293.
- XV. Hoffmann, C. K. Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. I, Abth. III., Reptilien.

- XVI. Hoffmann, C. K. Zur Ontogenie der Knochenfische. Archiv für micr. Anatomie. Bd. 23, 1884.
- XVII. Kessler, L. Zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Wirbelthiere. Leipzig, 1877.
- XVIII. Kölliker, A. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig, 1861.
- XIX. Kölliker, A. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Auflage. Leipzig, 1879.
- XX. Kölliker, A. Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig, 1884. 2. Aufl.
- XXI. Kupffer. Zur Entwicklung des Fischeauges. Centralblatt f. d. med. Wissensch. 1868, № 41.
- XXII. Langerhans, P. Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Freiburg i. B., 1873.
- XXIII. Loewe. Histiognese der Retina. Archiv für micr. Anatomie. Bd. XV, 1878.
- XXIV. Müller, W. Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Festschrift für C. Ludwig. Heft II, Leipzig, 1875.
- XXV. Salensky. Die Entwicklungsgeschichte des Sterlet. Arbeiten der Naturforscher-Gesellschaft an der Kais. Univ. in Kasan. Bd. VII, Abth. 3. Kasan, 1880.
- Заленскій. Исторія развитія стерляди. Труды общ. ест.-ествовсп. при Имп. каз. унив. Т. VII, вып. 3. Казань, 1880.
- XXVI. Schenk, S. L. Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbelthiere. Wien, 1879.
- XXVII. Schenk, S. L. Zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Fische. Wiener akad. Sitzungsberichte; math. naturw. Classe Bd. 55, Abth. 2. Aprilheft 1867.
- XXVIII. Schultze, Max. Zur Anatomie und Physiologie der Retina Schultze's Archiv, Bd. II.
- XXIX. Scott, W. B. The embryology of Petromyzon. American journal of morphol., Vol. I 2, pag. 253—310. Jahresbericht von Hofmann u. Schwalbe 1888, pag. 562.
- XXX. Wiedersheim. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Th. I. Jena, 1882.
- XXXI. Würzburg, A. Zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierauges. Diss. Wiesbaden, 1876.

Erklärung der Tafeln.

Figg. I u. II stellen 2 aufeinanderfolgende Schnitte von einem 11,5 mm langen Schafembryo dar, der in Chromsäure fixirt und mit Haematoxylin nach Kleinenberg gefärbt war. Lupenvergrößerung etwa 13 : 1.

Durchmesser des Kopfes: Vorderhirn—Mittelhirn 5,0 mm
Mittelhirn—Nachhirn 7,0 mm.

Schnitttrichtung auf den Embryo: Querschnitt durch den Kopf; in Bezug auf die Augenblase: senkrecht zur Aequatorial- und Nullmeridianebene.

Abkürzungen: Zh = Zwischenhirn

L = Linse

Db = distales Blatt der secundären Augenlase

Pb = proximales Blatt der secundären Augenblase

As = Augenblasenstiel

P = Pigment auf dem Augenblasenstiel

IV V = IV Ventrikel.

Fig. III. Frontalschnitt durch den Kopf eines etwa 15,0 mm langen Schafembryo, fixirt in Picrinschwefelsäure, tingirt mit Kleinenberg'schem Haematoxylin. Lupenvergrößerung etwa 13 : 1.

Die Bezeichnungen sind dieselben, wie bei den vorigen *Figg.* ausserdem: Rm = Rückenmark

Lb = Labyrinthbläschen

G = Gefäss.

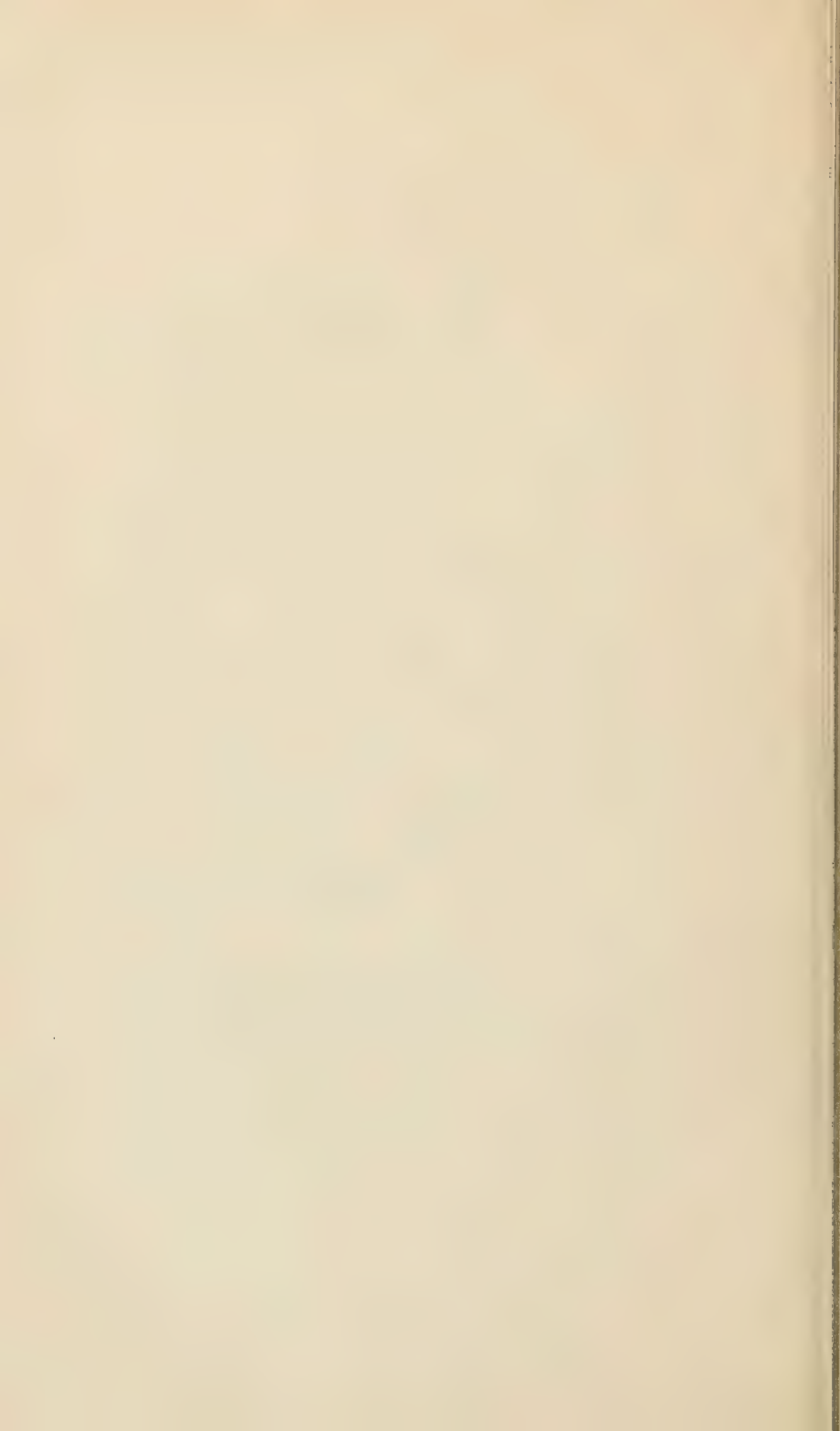
CG = Centralgefäss.

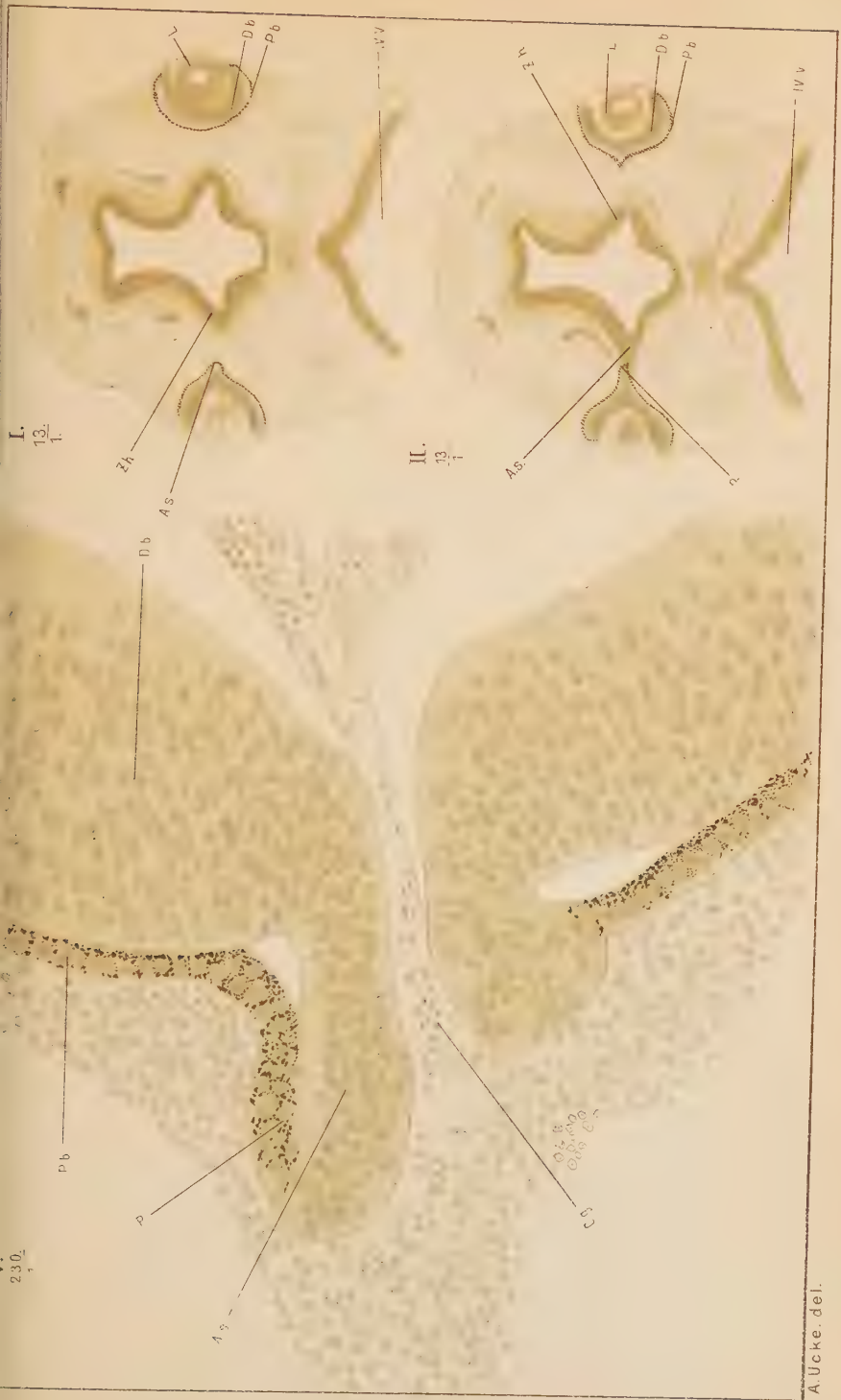
Fig. IV. Das rechte Auge desselben Schnittes bei Zeiss Obj. A. Oc. 2. Verg. 230 : 1. Schnitttrichtung in Bezug auf das Auge beinahe genau in die Nullmeridianebene fallend.

Fig. V. Der Uebergang des Augenblasenstiels in die Augenblase von einem andern Schnitt desselben Objectes. Linkes Auge. Zeiss 11 Oc. 2. Schnitttrichtung in Bezug auf das Auge in sehr spitzem Winkel zur Nullmeridianebene, daher der Augenstiel stumpf abgeschnitten, aber das Centralgefäss in seiner ganzen Länge getroffen. Pigment auf dem Augenblasenstiel bis P.

Thesen.

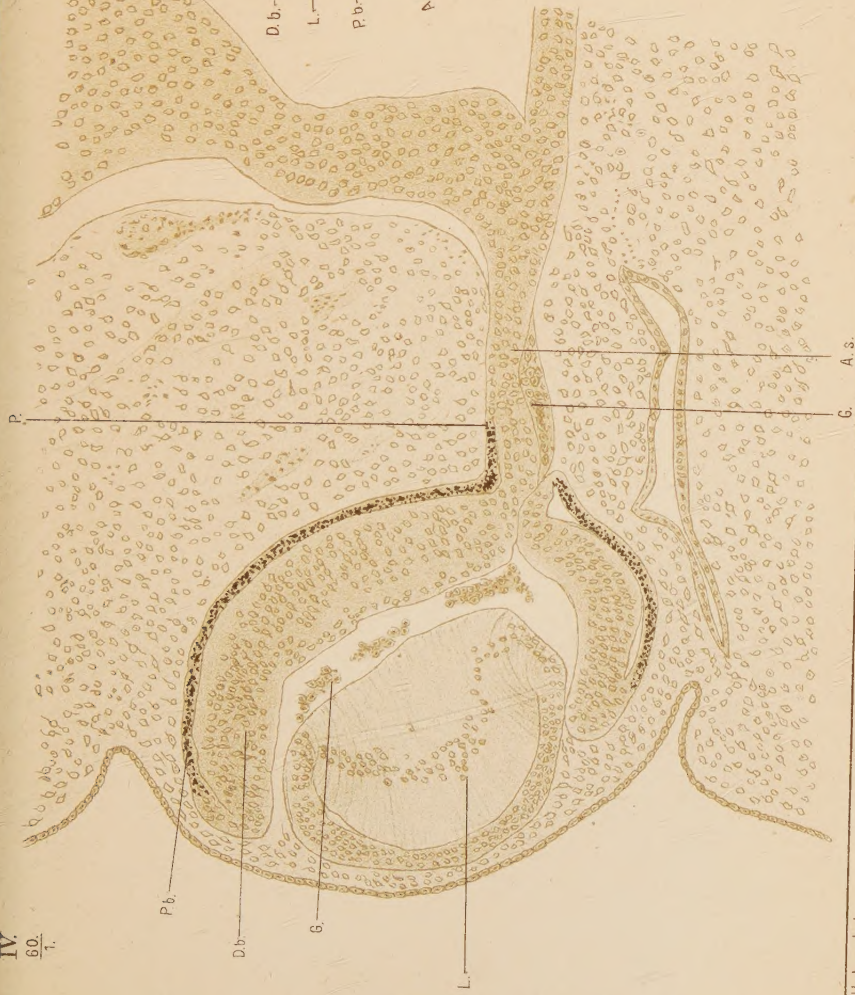
1. Viele Pigmente der Thiere dienen als Schutzvorrichtungen.
 2. Die Bildung gewisser Pigmente ist vorzugsweise als eine Wirkung des Sonnenlichtes aufzufassen.
 3. Der Lymphraum um den Opticus (Schwalbe) ist aufzufassen als Rest der embryonalen Höhlung des Augenblasenstiels.
 4. Bei der Untersuchung grösserer Embryonen sollten statt des ganzen Embryo nur Theile desselben lebensfrisch in die Fixirungsflüssigkeiten gebracht werden.
 5. Das letzte Urtheil über die Wirkung des Kochin wird nicht sowohl die pathologische Anatomie, als die klinische Erfahrung sprechen.
 6. Der Typhus abdominalis ist als eine endemische, zuweilen zu einer Epidemie exacerbirende Krankheit aufzufassen.
 7. Die Einführung der Stenographie als obligatorisches Unterrichtsfach in den Gymnasien sollte von Medicinern befürwortet werden.
-







IV.
60.
1.



A. Ucke. del.

III.
13.
1.



Лит. А. Ильина С.П.Б.

